

**Contribution à la micromorphologie
de la testa des graines
du genre *Minuartia* (Caryophyllaceæ).
I. Sect. *Minuartia***

T. ÇELEBIOĞLU, C. FAVARGER & K.-L. HUYNH

Résumé : La testa des graines de 29 taxons appartenant à la section *Minuartia* du genre *Minuartia* (Caryophyllacées) a été examinée au M.E.B. Les espèces, et parfois même certaines variétés d'une même espèce, peuvent être identifiées par les détails de la structure fine de cette enveloppe. Les caractères qui ont été retenus en premier sont : l'ornementation des cellules épidermiques de la zone médiane, la forme et l'ornementation des papilles, et le degré de différenciation des cellules de la zone médiane. Ces critères semblent avoir une importance taxonomique et phylogénétique. Tandis que les ser. *Xeralsine*, *Setaceæ* et *Campestres* se montrent assez homogènes sous le rapport de la testa, les ser. *Minuartia*, *Montanæ* et *Leucocephalæ* offrent une large gamme de variations structurales. Les auteurs proposent de transférer la ser. *Leucocephalæ* dans la subsect. *Minuartia*.

Summary : The seed-coat of twenty nine taxa belonging to the *Minuartia* section of the genus *Minuartia* (Caryophyllaceæ) has been investigated by the S.E.M. Almost each species, and sometimes also several varieties of the same species could be identified by the details of their fine structure. The chief characters retained by the authors are the following : the ornamentation of the outer cells of the median zone, the shape and the ornamentation of the papillæ and the degree of differentiation of the cells of the median zone. These criteria seem to have a taxonomical and phylogenetical importance. Whereas the ser. *Xeralsine*, *Setaceæ* and *Campestres* display a relative uniformity in the seed-coat, on the contrary, the ser. *Minuartia*, *Montanæ* and *Leucocephalæ* show a large range of structural variation. The authors propose to transfer the ser. *Leucocephalæ* into the subsect. *Minuartia*.

Tülay Çelebioğlu, Ist. Univ. Fen Fak., Biyoloji Bölümü, Süleymaniye-Istanbul, Turquie.
Claude Favarger & Kim-Lang Huynh, Institut de Botanique, Université de Neuchâtel,
Chantemerle 22, 2000 Neuchâtel, Suisse.

INTRODUCTION

Depuis une douzaine d'années, l'emploi du microscope électronique à balayage (M.E.B. ou S.E.M.) comme technique adjuvante de la taxonomie des Spermatophytes s'est généralisé. Son importance en systématique ainsi que les aspects méthodologiques du traitement des informations obtenues ont été examinés en détail par HEYWOOD (1971). Étant

donné la grande spécificité des graines, visible souvent déjà à la loupe stéréoscopique, il n'est pas étonnant que d'assez nombreux travaux aient été consacrés à l'architecture et à la sculpture fines du spermodermis.

Dans leur revue critique, BRISSON & PETERSON (1976) ont dressé la liste des genres d'Angiospermes dans lesquels la testa des graines a fait l'objet d'une étude au M.E.B. A cette liste, d'ailleurs non exhaustive, il convient d'ajouter un certain nombre de références. Ce sont, en particulier, les importants travaux de STORK (1972), de STORK & WÜEST (1978, 1980) et de STORK, SNOGERUP & WÜEST (1980) sur divers genres de *Cruciferae* (= *Brassicaceae*), ceux de GESLOT (1980) sur le genre *Campanula* et de LECOMPTE-BARBET (1981) sur le genre *Ononis*.

Dans la famille des *Caryophyllaceae*, les travaux mentionnés par BRISSON & PETERSON (*l.c.*) et ceux qui ont paru depuis, portent en général sur un petit groupe de taxons voisins que l'étude des graines au M.E.B. a contribué à distinguer les uns des autres. Tels sont ceux d'ECHLIN (1956) sur deux sous-espèces d'*Arenaria ciliata*, de STANT (1973) sur *Petrorhagia*, de GODEAU (1973a) sur les *Arenaria* armoricains du groupe *serpyllifolia*, de GODEAU (1973b) sur les *Stellaria* du groupe *media* et de MORTON (1973) sur le même sujet. Il faut mettre à part le travail de CROW (1979) sur *Sagina*, parce qu'il porte sur 15 espèces d'un même genre et qu'il confirme le bien-fondé de la section *Maxima* et appuie ainsi une conclusion taxonomique basée sur les méthodes classiques.

BRISSON & PETERSON (*l.c.*) font remarquer que les travaux dans lesquels l'emploi du M.E.B. a permis de tirer des déductions d'ordre phylogénétique sont peu nombreux. Aux exemples cités dans ce travail, nous ajouterons l'étude de LECOMPTE-BARBET (*l.c.*). Cet auteur s'est efforcée de trouver un sens à la variation des ornementsations de la testa des graines d'*Ononis*. Elle pense qu'une testa parfaitement lisse a évolué vers des testa granuleuses, ou ridées-réticulées en étoile, ou encore plissées-ridées, mais elle reconnaît que l'hypothèse inverse (formes lisses dérivées par simplification des formes ornementées) n'est pas exclue et elle constate d'autre part (*l.c.*, p. 36) que l'évolution observée dans l'ornementation de la testa de la graine d'*Ononis* ne coïncide pas avec la classification pour ce genre.

Le choix du genre *Minuartia* s'est imposé à nous pour diverses raisons :

1) Tout d'abord, la testa des graines de *Minuartia* n'a jamais été étudiée, à notre connaissance, au M.E.B. Or dans ce genre « ancien » (MATTFELD, 1922), les diverses sections ou séries ont des graines dont l'aspect à la loupe binoculaire est souvent très différent, ce qui semble promettre des divergences aussi dans la structure fine de la testa.

2) La cytotaxonomie du genre *Minuartia* (dont la systématique a été fort bien faite par MATTFELD, 1922, puis par McNEILL, 1962, 1963) a été abordée dans une perspective phylogénétique par l'un des auteurs (C. F., 1962a, 1962b, 1967, 1973) et, dans un travail récent (ÇELEBIOĞLU & FAVARGER, 1982), nous avons tenté d'utiliser les nombres chromosomiques de ce genre polybasique pour éclairer son évolution. Mais comme la dysploidie peut être interprétée dans le sens ascendant comme dans le sens descendant, il nous a paru utile, pour éprouver la valeur de nos hypothèses, de recourir à une autre technique.

3) Les considérations précédentes expliquent que nous ayons constitué à Neuchâtel, dans la spermatothèque du laboratoire de Phanérogamie, une collection relativement

importante de graines de *Minuartia* à laquelle se sont ajoutés récemment les nombreux échantillons récoltés en Anatolie par l'un d'entre nous (T. Ç.).

Pour l'étude de la testa des graines, nous avons décidé de procéder du particulier au général, c'est-à-dire de commencer par étudier le plus de taxons possible appartenant à une seule et même section.

L'examen de deux ou trois provenances géographiques d'un même taxon et celui de plusieurs variétés d'une même espèce devaient nous éclairer sur la variabilité intraspécifique et nous permettre de mieux interpréter les différences interspécifiques et les relations de parenté entre espèces. Si cet essai se révèle fructueux et intéressant, nous avons l'intention de l'étendre aux autres sections du genre *Minuartia* pour lesquelles nous avons déjà réuni une importante documentation photographique (graines examinées en vue latérale au *M.E.B.*).

Enfin, si nous avons étudié en premier la section *Minuartia*, c'est en raison du fait que nous avons à notre disposition 28 taxons appartenant à cette section dont les nombres chromosomiques commencent à être assez bien connus (26 espèces sur 44 ont été étudiées au point de vue caryologique (cf. ÇELEBIOĞLU & FAVARGER, 1982).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La liste des graines étudiées figure au Tableau 1. La plus grande partie de notre matériel provient des récoltes faites *in situ* en Anatolie par l'un des auteurs (T. Ç.) durant les étés 1980 et 1981. D'autres graines ont été prélevées dans la collection du laboratoire de Phanérogamie de Neuchâtel. Elles proviennent des récoltes de l'un de nous (C. F.) ou de ses collaborateurs en Europe, Asie occidentale et Afrique du Nord ; ou bien au jardin botanique de Neuchâtel sur des plantes élevées à partir de graines de la nature. Enfin les graines de deux espèces ont été récoltées sur des échantillons de l'Herbier de Neuchâtel (NEU). Si donc la plupart de nos graines datent de 1 à 2 ans, l'âge des autres s'échelonne entre 3 et 176 ans. Nous avons indiqué pour chaque échantillon, dans le Tableau 1, l'origine géographique du matériel, l'auteur de la récolte et l'année où celle-ci a été faite¹. Ces indications ont une certaine importance parce que BRISSON & PETERSON (*l.c.*) se sont demandé si le vieillissement des graines ne pouvait pas entraîner un changement de la structure fine de la testa. Ils concluent d'ailleurs par la négative en s'appuyant en particulier sur le travail de SKVORTSOV & RUSANOVITCH (1974). L'opinion de ces auteurs est confirmée par une de nos observations : des graines de *M. montana* récoltées en Anatolie en 1980 ne présentent aucune différence appréciable au *M.E.B.* avec celles de la même espèce, venant d'un échantillon récolté par DURANDO en 1850 (NEU)².

Les graines ont été triées sous la loupe binoculaire et, pour chaque échantillon, neuf des plus représentatives ont été choisies et fixées sur une rotule, réparties en trois groupes montrant respectivement la face dorsale, la face ventrale et une face latérale. Une sorte de papier adhésif à double face et de très forte adhérence, employée pour coller les tapis de planchers d'appartements, a été utilisée à cet effet. Nous avons procédé de la manière suivante : d'abord une lamelle de verre circulaire de diamètre légèrement plus petit que celui de la rotule fut fixée sur celle-ci par ce papier adhésif ; puis, chaque graine fut fixée sur la lamelle de verre par un très petit rectangle de ce papier adhésif dont les contours devaient être totalement cachés par elle de manière à donner à la graine un support parfaitement lisse sur les micrographies électroniques. Lorsque les graines étaient très petites, une sorte de papier adhésif à une face fut d'abord collée sur la rotule par sa face adhésive ;

1. Elle est précédée dans le tableau par la lettre R (— récolte).

2. La plante de DURANDO appartenait à une autre sous-espèce de *M. montana*.

ensuite une mince couche de colle synthétique à dessiccation rapide (type de colle employé pour matériel très divers : papier, bois, cuir, métal, etc.) fut étalée sur ce papier, puis les graines furent fixées sur cette couche de colle et la rotule fut placée dans un dessiccateur pendant 12 h pour que la colle séchât complètement. Cette méthode fixe les graines plus solidement que ne le fait la précédente, cependant la couche de colle n'a pas une surface aussi lisse que celle de la lamelle de verre. Ces deux méthodes ont été mises au point par l'un de nous (K.-L. HUYNH). Les graines furent ensuite recouvertes d'une couche d'or d'env. 350 Å par la méthode de pulvérisation cathodique puis observées à l'aide d'un M.E.B. du type Philips PSEM 500 (tension utilisée, 12 kv). L'examen des graines sur l'écran a été fait à des grossissements de 80, 160, 320, 1250 et 2500 fois.

TABLEAU 1

TAXON	ORIGINE DES GRAINES
<i>Minuartia anatolica</i> (Boiss.) Woron. var. <i>anatolica</i>	Turquie : Izmir : Ödemiş, Boz Dağ. Legit : T.Ç. 1981
<i>Minuartia anatolica</i> (Boiss.) Woron. var. <i>anatolica</i>	Turquie : Denizli : Baba Dağ. Legit : T.Ç. 1981
<i>Minuartia anatolica</i> (Boiss.) Woron. var. <i>arachnoidea</i> McNeill	Turquie : Konya : Sulutas. Legit : T.Ç. 1981
* <i>Minuartia anatolica</i> (Boiss.) Woron. var. <i>polymorpha</i> McNeill	Turquie : Konya : Takkali Dağ. Legit : T.Ç. 1981
* <i>Minuartia anatolica</i> (Boiss.) Woron. var. ?	Turquie : Konya : Dereköy. Legit : T.Ç. 1981
<i>Minuartia campestris</i> L.	Espagne : Madrid : J. bot. NEU 64-112 R. 1964
<i>Minuartia corymbulosa</i> (Boiss. & Bal) McNeill var. <i>corymbulosa</i>	Turquie : Nevşehir. Legit : T.Ç. 1981
<i>Minuartia decipiens</i> (Fenzl.) Bornm. subsp. <i>decipiens</i>	Turquie : Içel : Mersin, Kuzucabelen et Fındıkpınarı. Legit : T.Ç. 1981
* <i>Minuartia dichotoma</i> (L.) Sampaio	Espagne : Madrid : Herbar Chaillet NEU 220.868. Legit : Lagasca 1806
<i>Minuartia erythrosepala</i> (Boiss.) Hand.-Mazz. var. <i>erythrosepala</i>	Turquie : Izmir : Ödemiş, Boz Dağ. Legit : T.Ç. 1981
<i>Minuartia fasciculata</i> (L.) Reichb.	Suisse : Valais : Pinède de Charrat. Legit : C.F. 1953
<i>Minuartia funkii</i> (Jord.) Graebn.	Espagne : Plateau entre Sierras de Segura et de Cabrilla. Legit : C.F. 1979
<i>Minuartia funkii</i> (Jord.) Graebn.	Maroc : Marabout de Sidi Cham Harouch, Ht. Atlas. Legit : C.F. 1976
<i>Minuartia globulosa</i> (Lab.) Schinz & Thell	Turquie : Denizli : Pamukkale. Legit : T.Ç. 1980
<i>Minuartia glomerata</i> (Bieb.) Degen subsp. <i>glomerata</i>	Turquie : Edirne : Sinanköy. Legit : T.Ç. 1980
<i>Minuartia glomerata</i> (Bieb.) Degen subsp. <i>glomerata</i>	URSS : Crimée. Legit : J. Bot. Yalta. J. Bot. NEU 60-7 R. 1961
<i>Minuartia glomerata</i> (Bieb.) Degen subsp. <i>glomerata</i> (versus <i>macedonica</i>)	Turquie : Edirne : Route de Kapıkule. Legit : T.Ç. 1980
<i>Minuartia glomerata</i> (Bieb.) Degen subsp. <i>macedonica</i> (Degen & Dörfler) McNeill	Grèce : Philippe. Legit : J. Contandriopoulos 1965
<i>Minuartia hamata</i> (Hausskn.) Mattf.	Turquie : Konya : Kızılören. Legit : T.Ç. 1981

TABLEAU 1 (suite)

TAXON	ORIGINE DES GRAINES
<i>Minuartia intermedia</i> (Boiss.) Hand.-Mazz.	Turquie : Denizli : Pamukkale. Legit : T.Ç. 1980
* <i>Minuartia isaurica</i> McNeill var. ?	Turquie : Konya : Sille. Legit : T.Ç. 1981
<i>Minuartia leucocephala</i> (Boiss.) Mattf.	Turquie : Konya : Ermenek, Kızıl Dağ. Legit : T.Ç. 1981
* <i>Minuartia leucocephaloides</i> (Bornm.) Bornm.	Turquie : Denizli : Baba Dağ. Legit : T.Ç. 1981
<i>Minuartia meyeri</i> (Boiss.) Bornm.	Turquie : Konya : Ermenek, Tekeçatı. Legit : T.Ç. 1981
<i>Minuartia meyeri</i> (Boiss.) Bornm.	Iran : Kermanshah : Ghourie Ghalet. Legit : Ph. Küpfer 1977
<i>Minuartia meyeri</i> (Boiss.) Bornm.	Iran : Col de Rokh. Legit : C.F. 1977
* <i>Minuartia montana</i> L. subsp. <i>montana</i>	Algérie : Province d'Oran. NEU 221.075. Legit : Durando 1850
<i>Minuartia montana</i> L. subsp. <i>wiesneri</i> (Stapf) McNeill	Turquie : Denizli : Pamukkale. Legit : T.Ç. 1980
* <i>Minuartia multinervis</i> (Boiss.) Bornm.	Turquie : Konya : Ermenek, Yellibel. Legit : T.Ç. 1981
* <i>Minuartia mutabilis</i> (Lapeyr.) Sch. & Thell.	Italie : Val Cristone. J. bot. NEU 1218. R. 1955
* <i>Minuartia mutabilis</i> (Lapeyr.) Sch. & Thell.	Italie : Prale (Ligurie) J. bot. NEU 76-296. R. 1976
* <i>Minuartia burnatii</i> (Rouy & Fouc.) A. & G.	France : Gréolières : Alpes-Maritimes. J. bot. NEU 72-1362. R. 1972
* <i>Minuartia sclerantha</i> (Fisch. & Mey.) Thell.	Turquie : Konya : Cihanbeyli, Yavşan tuzlası. Legit : T.Ç. 1981
* <i>Minuartia sclerantha</i> (Fisch. & Mey.) Thell.	Turquie : Nevşehir. Legit : T.Ç. 1981
* <i>Minuartia sclerantha</i> (Fisch. & Mey.) Thell.	URSS : Turkménie : Ashkabad. J. bot. NEU 62-264. R. 1962.
<i>Minuartia setacea</i> (Thuill.) Hayek	Tchécoslovaquie : Kosice. J. bot. NEU 61-139 R. 1961
<i>Minuartia sintenisii</i> (Lindb.) Rech. f.	Chypre : Troödos. Legit : Dr Zeltner 1979
<i>Minuartia tenuissima</i> (Pomel) Mattf.	Maroc : Taarbat : Ht. Atlas. Legit : N. Galland J. bot. NEU 80-88. R. 1980
* <i>Minuartia trichocalycina</i> (Ten. & Guss.) Grande	Italie : Sulmona (Abruzzes). Legit : C.F. 1971

L'astérisque désigne les taxons dont les micrographies n'ont pas été publiées dans ce travail.

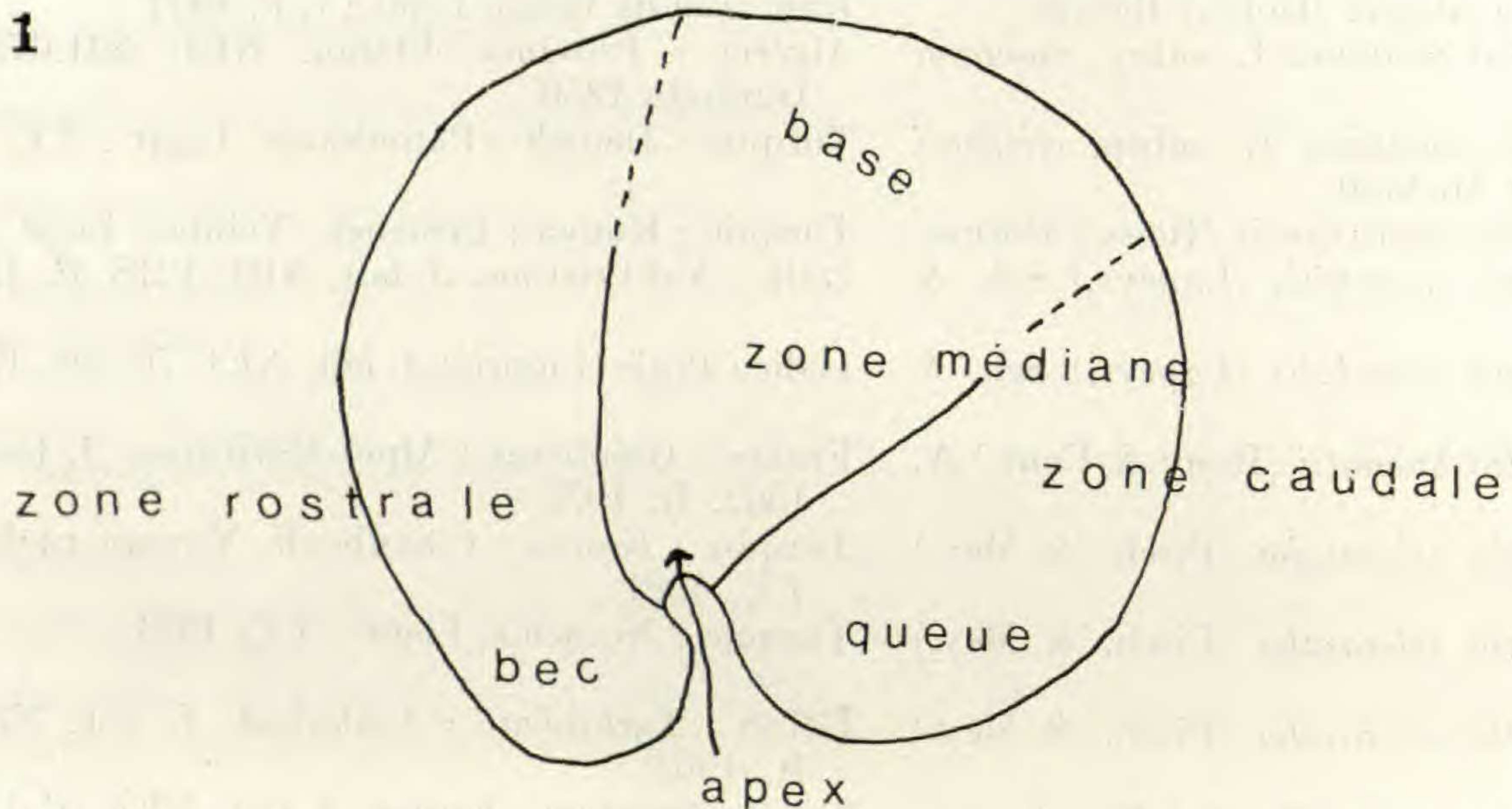
DESCRIPTION

Les faibles variations intraspécifiques¹ observées, confrontées avec les différences interspécifiques nous ont amenés à retenir un certain nombre de critères auxquels nous attribuons une importance diagnostique. Pour faciliter au lecteur la compréhension des

1. Dans certains cas, plusieurs spécimens d'un même taxon, provenant de localités différentes, ont été examinés ; dans d'autres cas, plusieurs variétés d'une même espèce ont été comparées entre elles.

termes que nous emploierons, nous donnons ci-après une brève description des graines de *Minuartia*.

Les graines de *Minuartia* en vue latérale (Pl. 1 ; 3, 9) ont un contour plus ou moins réniforme. L'emplacement du hile est marqué sur la face ventrale par un enfoncement qui sépare deux saillies, celle du « bec », qui contient l'extrémité de la radicule, et celle de la « queue » où se trouvent les cotylédons. La « zone médiane », dont les limites sont parfois quelque peu imprécises, est caractérisée par un triangle de cellules très allongées radialement et convergeant vers le hile. La pointe de ce triangle (= apex de la zone médiane) coïncide avec la zone de petites cellules bordant le hile, tandis que sa base atteint la face dorsale, ou bien en est séparée par quelques rangées de cellules plus ou moins isodiamétriques. De part et d'autre de la zone médiane, se trouvent la zone rostrale et la zone caudale. Il faut noter toutefois que cette différenciation en trois zones n'existe pas dans toutes les espèces

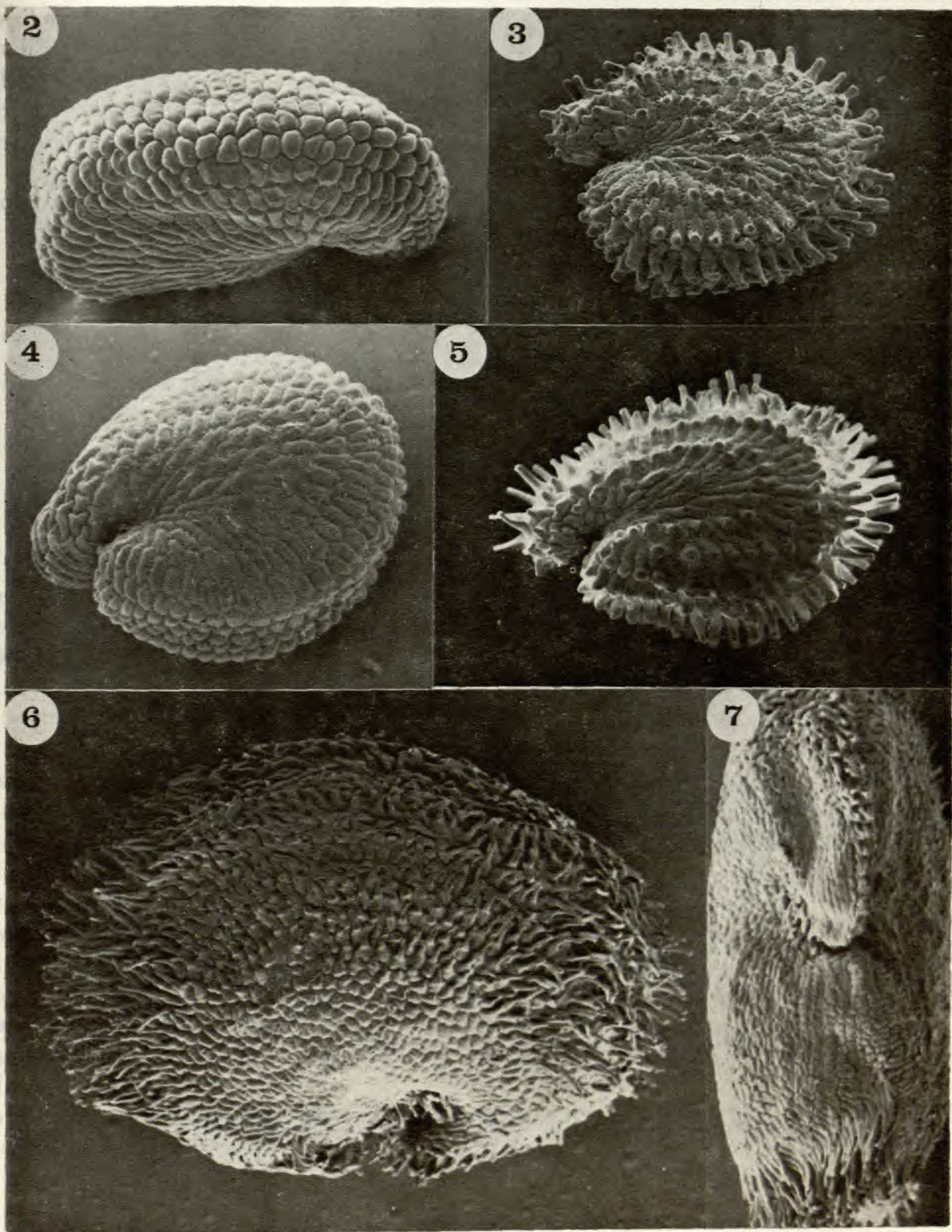


Pl. 1. — 1, graine de *Minuartia* en vue latérale (cas général ; voir fig. 9).

Comme chez d'autres Caryophyllacées, par ex. *Sagina* (cf. CROW, 1979) et *Cerastium* (HUYNH, non publié), les cellules superficielles de la testa sont engrenées en puzzle. Cependant, cet aspect n'est visible chez *Minuartia* qu'aux forts grossissements (au M.E.B.) et en profondeur (Pl. 8, 37) parce que la face tangentielle externe est en général bombée (Pl. 7, 32) ce qui donne à la testa un aspect pavimenteux quand on l'examine à des grossissements faibles.

La saillie des cellules épidermiques est parfois faible (Ex. : *M. sintenisii*, *M. corymbulosa* (Pl. 7, 32) ou bien se présente sous la forme d'une papille de dimension modeste (Ex. : *M. montana* (Pl. 6, 30), mais dans la plupart des espèces de la sect. *Minuartia*, elle se traduit par la présence d'une papille dont la longueur dépasse de plusieurs fois la profondeur de la cellule qui la porte (Pl. 7, 35). Ces papilles sont particulièrement développées dans la région dorsale.

Il règne malheureusement un certain flottement dans le choix des termes descriptifs



Pl. 2. — Graines de *Minuartia* (M.E.B. ; $\times 80$) ; 2, *M. corymbulosa* var. *corymbulosa* (face dorsale) ; 3, *M. fasciculata* (face latérale) ; 4, *M. funkii* (Maroc ; face latérale) ; 5, *M. funkii* (Espagne ; face latérale) ; 6, 7, *M. leucocephala* (faces latérale et ventrale, région du hile).

appliqués aux prolongements cellulaires de la testa des graines (surtout s'il s'agit de travaux au *M.E.B.*) et cela malgré la mise au point de MURLEY (1951) reproduite dans l'excellent ouvrage de STEARN (1973). Nous avons choisi le terme de papilles parce qu'il nous paraît le plus approprié pour désigner les prolongements des cellules épidermiques de la testa (cf. McNEILL 1962, p. 92). Pour des formations tout à fait semblables de la graine chez d'autres Caryophyllacées, GODEAU (1973a & b) et CROW (1979) ont utilisé le terme de « tubercules » qui nous paraît moins heureux.

D'autre part, la face tangentielle externe des cellules épidermiques présente une ornementation caractéristique, formée de stries ou de granules.

Les critères micromorphologiques que nous avons retenus sont les suivants :

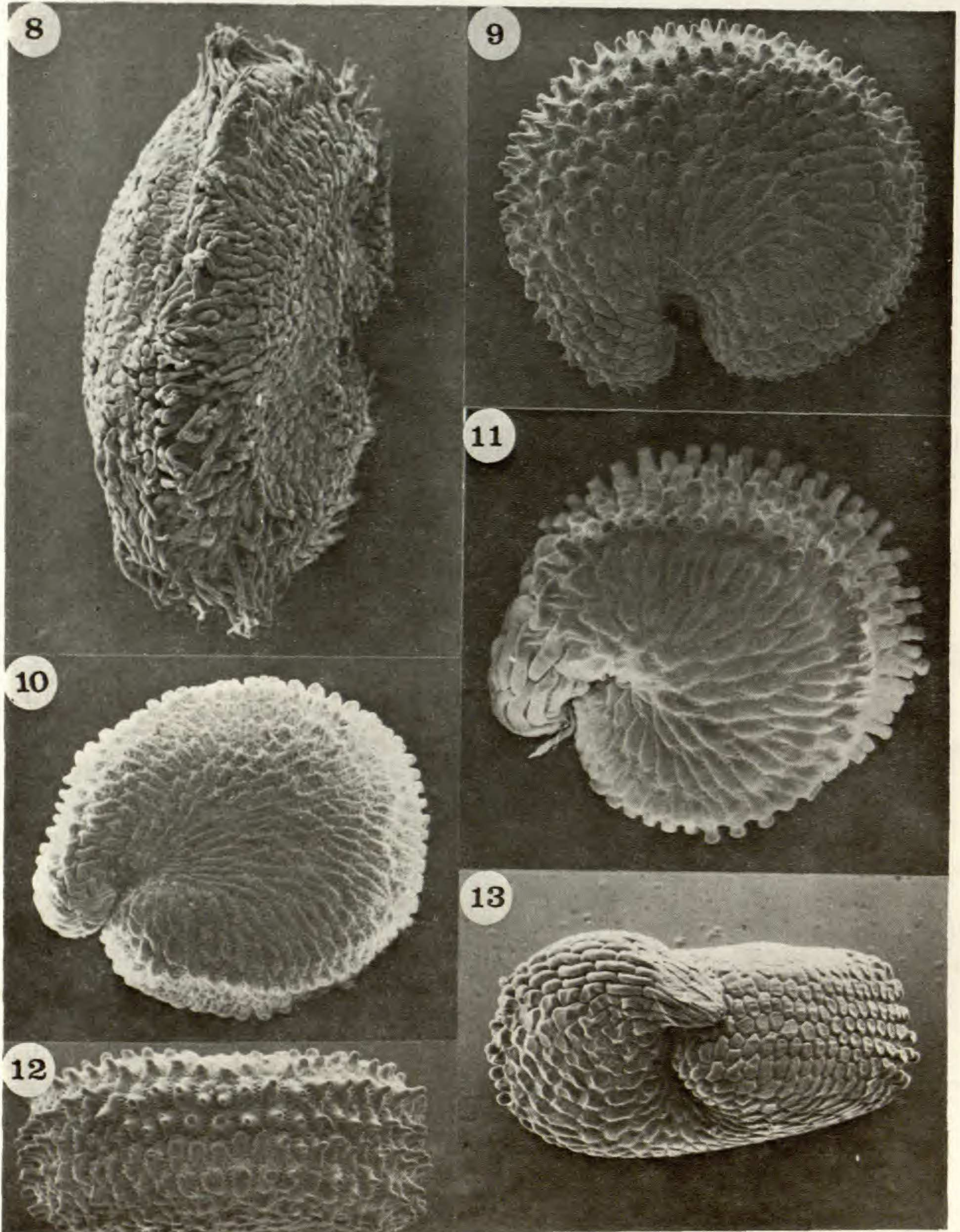
1. Ornementation de la paroi tangentielle externe des cellules de la zone médiane.
2. Forme et ornementation des papilles.
3. Différenciation des cellules de la zone médiane et accessoirement de celles du bec et de la queue.
4. Disposition relative du bec et de la queue.

1. Ornementation des cellules de la zone médiane.

Un premier type d'ornementation que nous appellerons le *type sclerantha*, se rencontre chez *M. sclerantha*, *M. hamata*, *M. dichotoma* et *M. leucocephala*. Il consiste en une *striation caractéristique et irrégulière*, avec variations striato-réticulées (Pl. 5, 22, 23, 25). Chez *M. decipiens* subsp. *decipiens* (Pl. 5, 20), la striation est moins nette, mais l'appartenance de cette espèce au *type sclerantha* est des plus probable. Dans un second type (le *type globulosa*), la paroi tangentielle externe des cellules épidermiques montre de nombreux granules à contour franc et pressés les uns contre les autres. Ce type est représenté chez *M. globulosa*, *M. montana* et *M. intermedia* (Pl. 5, 21 ; 6, 31). Dans le troisième type, qui est le plus largement répandu dans la section, l'ornementation comporte de gros granules (ou pustules) à contour plus ou moins polygonal ou étoilé qui, tantôt sont bien séparés, tantôt s'anastomosent en arabesques d'aspect laiteux (Pl. 5, 19). C'est le *type fasciculata* auquel se rattachent les espèces suivantes : *M. anatolica*, *M. erythrosepala*, *M. fasciculata*, *M. funkii*, *M. glomerata*, *M. leucocephaloides*, *M. meyeri*, *M. multinervis*, *M. mutabilis*, *M. setacea*, *M. tenuissima*, *M. trichocalycina*, de même que *M. campestris*, *M. corymbulosa*, *M. isaurica* et *M. sintenisii*. Cependant, chez ces quatre dernières espèces, les granules semblent aplatis et dessinent plutôt des lamelles qui se chevauchent (Pl. 5, 24). Nous ne pensons pas que cette variante soit vraiment différente du type 3, car on peut parfois observer sur la même cellule des pustules et des lamelles avec des intermédiaires entre les deux ornementations. D'autre part, la structure plus ou moins lamellaire est toujours bien distincte de la striation du premier type.

2. Les papilles épidermiques.

Dans les taxons suivants, les cellules épidermiques, bien que leur face tangentielle externe soit bombée, ne forment pas de papilles proprement dites : *M. dichotoma*, *M. corym-*



Pl. 3. — Graines de *Minuartia* (M.E.B. ; $\times 80$) ; 8, *M. leucocephala* (face dorsale) ; 9, 12, *M. setacea* (face latérale et face dorsale) ; 10, *M. tenuissima* (face latérale) ; 11, *M. globulosa* (face latérale) ; 13, *M. intermedia* (face ventrale).

bulosa, *M. isaurica*, *M. sintenisii*, *M. leucocephaloides*, *M. anatolica* var. *polymorpha* et *M. anatolica* var. *X*. La région dorsale ne montre alors qu'une succession de « dos d'éléphants » qui se chevauchent (Pl. 2, 2). Dans tous les autres taxons, les émergences des cellules épidermiques forment soit une papille assez courte, comme chez *M. campestris*, *M. funkii* (Maroc) et *M. montana*, ou bien très longue. La répartition des papilles n'est pas quelconque sur la région dorsale.

Trois cas peuvent être envisagés :

a) les papilles les plus longues occupent le centre de cette région et il y a un gradient décroissant de longueur vers les extrémités où elles viennent mourir à une distance du hile qui varie un peu d'une espèce à l'autre (Pl. 3, 11). Ce cas se présente chez *M. montana*, *M. globulosa*, *M. intermedia* et *M. campestris* ;

b) les papilles les plus longues semblent occuper les extrémités du grand axe de la région dorsale et paraissent manquer au centre (Pl. 4, 14). Il s'agit toutefois d'une illusion due au fait que les papilles du centre sont couchées parallèlement à la face tangentielle des cellules épidermiques (Pl. 7, 36). Ainsi se comportent *M. sclerantha*, *M. hamata*, *M. leucocephala* et *M. decipiens* subsp. *decipiens* ;

c) enfin, les papilles gardent à peu près la même longueur d'un bout à l'autre de la région dorsale (Pl. 2, 3). Dans ces espèces, elles envahissent aussi plus ou moins la zone médiane ; c'est à cela que tient l'aspect « hérissé » des graines en vue latérale. Les taxons suivants appartiennent à ce troisième groupe : *M. anatolica* var. *anatolica*, *M. erythrosepala* var. *erythrosepala*, *M. fasciculata*, *M. funkii* (matériel d'Espagne), *M. globulosa*, *M. trichocalycina*, *M. mutabilis*, *M. setacea*, *M. tenuissima*, *M. burnatii*, *M. meyeri*, *M. multinervis*.

D'après leur forme et leur ornementation, les papilles peuvent être classées en 5 types différents :

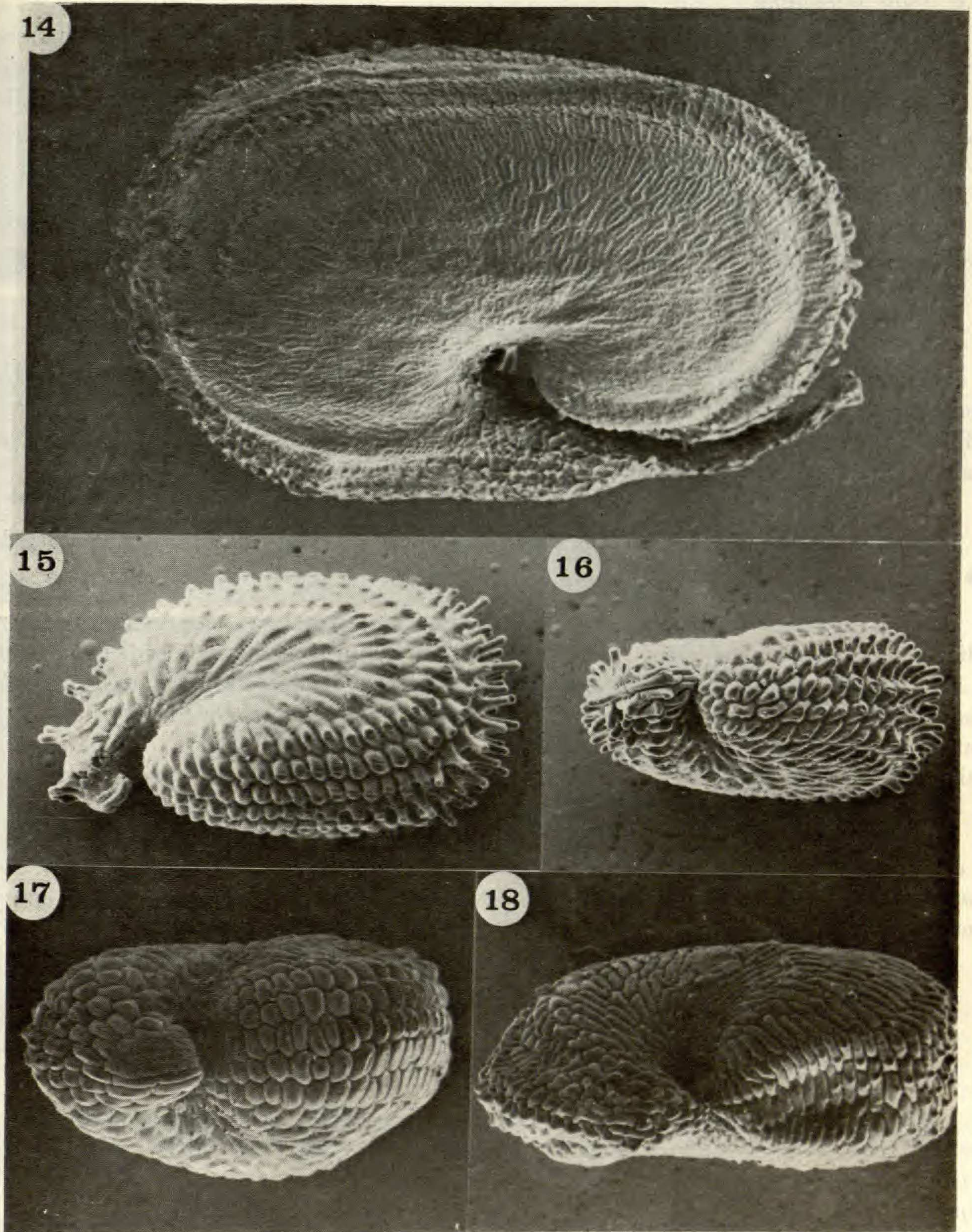
1) *Type fasciculata*

Papilles à partie inférieure ornée de gros granules stellaires avec variations granuloso-réticulées et à partie supérieure pourvue de fins granules disposés en lignes verticales (Pl. 6, 27). — Représentants : *M. anatolica* var. *anatolica*, *M. campestris* (papilles courtes !), *M. erythrosepala* var. *erythrosepala*, *M. fasciculata*, *M. funkii* (Espagne), *M. glomerata*, *M. meyeri*, *M. multinervis*, *M. mutabilis*, *M. setacea*, *M. tenuissima*, *M. trichocalycina*.

Lorsque les papilles sont du *type fasciculata*, les cellules épidermiques appartiennent toujours au *type fasciculata*, tel qu'il a été défini plus haut. Sur une vue oblique de la zone dorsale, les bases des tubercules avec leurs granules plus ou moins coalescents offrent un aspect caractéristique de « neige fondante ».

2) *Type intermedia*

Papilles cucurbituliformes, ornées de granules minuscules à contours francs sans radiations stellaires et disposés en lignes verticales (Pl. 6, 30, 31). Ce type pourrait être considéré comme une variante du *type fasciculata* : les papilles correspondant ici à la seule partie distale de celles du type précédent. Cependant, il semble y avoir un rapport plus direct entre les papilles de *type intermedia* et l'ornementation du *type globulosa* des cellules épidermiques. — Représentants : *M. intermedia* et *M. montana*.



Pl. 4. — Graines de *Minuartia* (M.E.B. ; $\times 80$) : 14, *M. hamata* (face latérale) ; 15, 16, *M. glomerata* subsp. *glomerata* (face latérale et face ventrale) ; 17, *M. meyeri* (face ventrale) ; 18, *M. erythrosepala* var. *erythrosepala* (face ventrale).

3) *Type sclerantha*

Papilles longues flagelliformes, parfois comprimées latéralement (cas du *M. hamata* (Pl. 7, 34), striées de bas en haut avec variations striato-réticulées (Pl. 7, 35, 36). Lorsqu'elles sont couchées (cf. ci-dessus), elles peuvent être encastrées dans les interstices des cellules épidermiques (Pl. 7, 36). — Représentants : *M. hamata*, *M. sclerantha*, *M. leucocephala*.

4) *Type globulosa*

Papilles paxilliformes (= en forme de pieu), à surface striée (avec variations striato-réticulées), surmontées de petits granules épars laissant visibles la plupart des striations (Pl. 6, 28). — Représentant : *M. globulosa*.

5) *Type decipiens*

Papilles de longueur moyenne, claviformes, à surface striée avec variations striato-réticulées (Pl. 7, 33). C'est une variante du type *sclerantha* dans laquelle les émergences ne diffèrent du type 3 que par leur rigidité apparemment plus grande et leur extrémité distale renflée. — Représentant : *M. decipiens* subsp. *decipiens*.

3. Différenciation des cellules des diverses régions de la graine et spécialement de la zone médiane.

Dans la plupart des espèces de la section *Minuartia*, examinées en vue latérale, la zone médiane se distingue à ses files de cellules allongées et convergeant vers le hile (vide supra). Ex. : *M. setacea*, *M. anatolica* var. *anatolica* (Pl. 3, 9). En revanche, chez *M. leucocephala*, cette différenciation fait totalement défaut ; toutes les cellules épidermiques de la graine étant chez cette espèce très petites et plus ou moins isodiamétriques (Pl. 2, 6). Il s'ensuit aussi que les papilles sont très minces et pour la plupart enchevêtrées les unes avec les autres (Pl. 3, 8). Ce type de face latérale est propre à *M. leucocephala*.

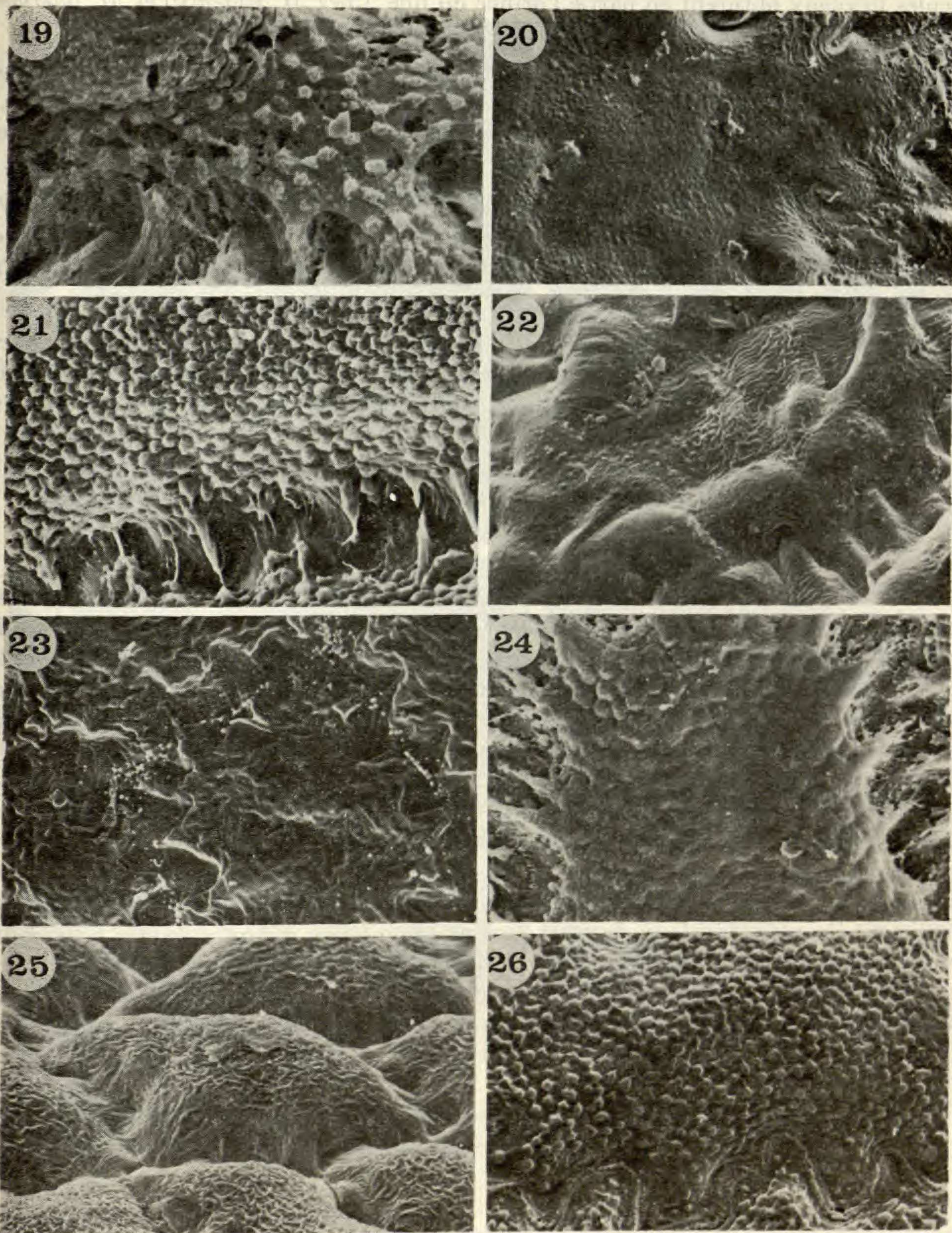
Il faut noter toutefois que chez *M. hamata* et *M. sclerantha*, dans lesquels les limites des cellules sont peu distinctes, ainsi que chez *M. decipiens* subsp. *decipiens* et *M. dichotoma*, où elles sont nettes, mais où les cellules montrent de faibles différences de longueur d'une région à l'autre de la testa, on éprouve des difficultés à circonscrire la zone médiane.

4. Disposition relative du « bec » et de la « queue ».

Plusieurs cas peuvent être distingués, encore que la délimitation précise des types soit délicate.

1) Le bec et la queue peuvent être accolés de sorte que le hile ne communique plus avec l'extérieur que par un goulet étroit (Pl. 3, 10 ; 4, 14). Ex. : *M. meyeri*, *M. multinervis*, *M. isaurica*, *M. globulosa*, *M. montana*, *M. campestris*, *M. corymbulosa*, *M. decipiens* subsp. *decipiens*, *M. dichotoma*, *M. sclerantha* et *M. hamata*. Chez cette dernière espèce, le bec est très long et dépasse le hile de près de la demi-longueur de la graine, ce qui est tout à fait remarquable¹. Chez *M. leucocephala*, le bec n'est pas accolé à la queue, mais les longs

1. A noter que *M. hamata* a les graines les plus grandes de la section (1,3-1,5 × 0,8-0,9 mm). Celles-ci sont aussi peu réniformes.



Pl. 5. — Cellules épidermiques de faces latérales de graines de *Minuartia* (M.E.B. ; $\times 1600$) : 19, *M. fasciculata* ; 20, *M. decipiens* subsp. *decipiens* ; 21, *M. globulosa* ; 22, *M. hamata* ; 23, *M. sclerantha* ; 24, *M. sintenisii* ; 25, *M. leucocephala* ; 26, *M. montana*.

tubercules flexueux obturent en partie l'orifice du hile. Chez *M. sintenisii* et *M. intermedia*, le plan de symétrie du bec et celui de la queue ne coïncident pas (Pl. 3, 13).

2) Le bec et la queue ne sont pas accolés et laissent entre eux une fente en forme de V (Pl. 2, 3 ; 4, 15). Ex. : *M. fasciculata*, *M. mutabilis*, *M. burnatii*, *M. trichocalycina*, *M. funkii* (Espagne), *M. glomerata* subsp. *glomerata* (remarquer l'aspect d'hippocampe de cette graine vue de profil !).

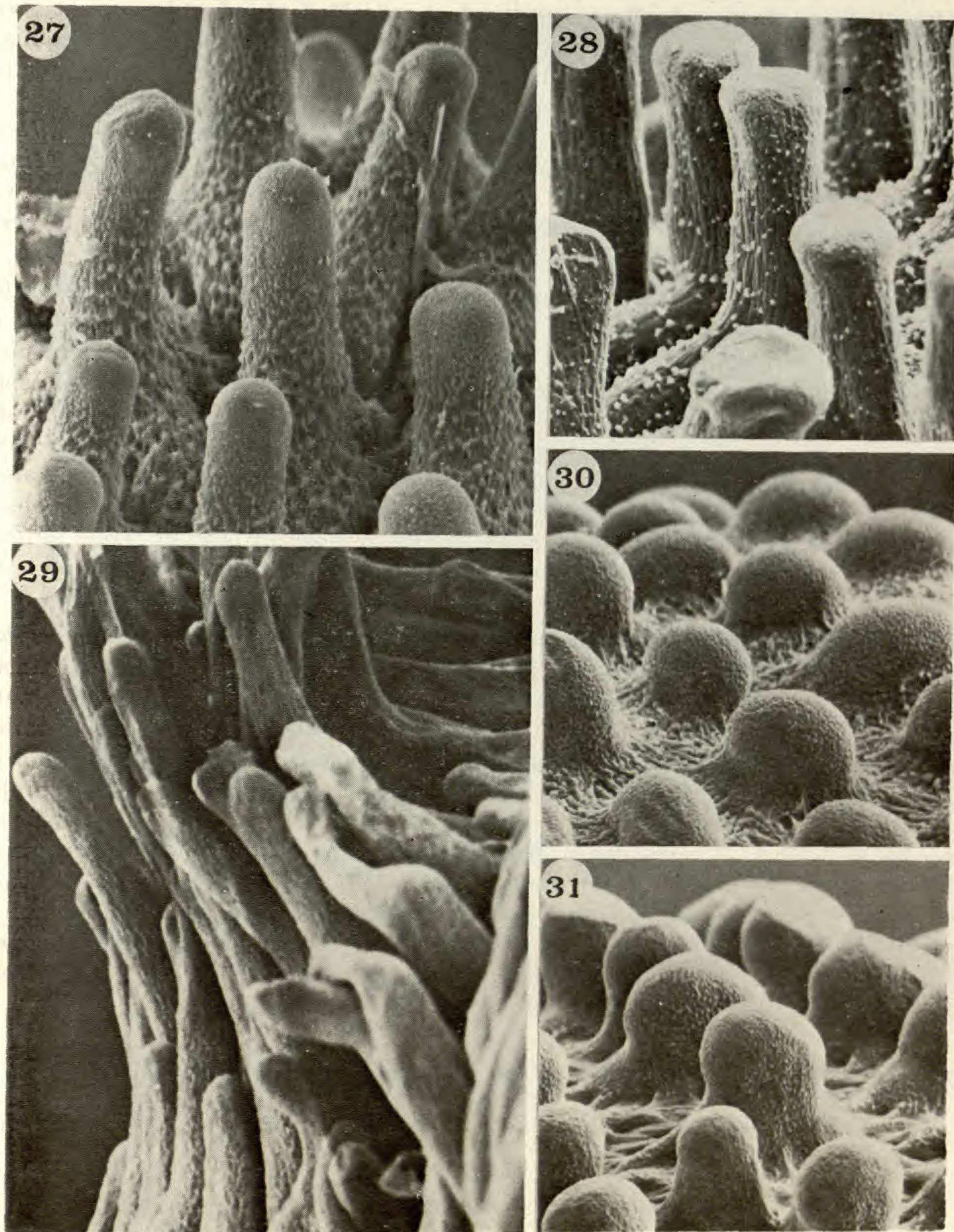
3) Le bec et la queue ne sont pas accolés et laissent entre eux un espace en forme d'U (Pl. 3, 9). Ex. : *M. glomerata* subsp. *macedonica* et « *versus* subsp. *macedonica* », *M. anatolica* var. diverses, *M. setacea*, *M. leucocephaloides* et probablement *M. erythrosepala* (?).

Il est curieux d'observer que le *M. tenuissima*, qui remplace en Afrique du Nord le *M. mutabilis*, ait des graines du premier type et qu'il en soit de même du *M. funkii*, en provenance du Maroc, contrairement au *M. funkii* d'Espagne (Pl. 2, 5) de sorte qu'on pourrait s'interroger sur la constance de ces types.

DISCUSSION

1. De tout ce qui précède et aussi d'un grand nombre de mesures¹ que nous avons effectuées et que nous ne pouvons publier ici, il semble résulter que chaque espèce de la section *Minuartia* peut être distinguée des autres par la micromorphologie de la testa de ses graines. Cela n'est d'ailleurs pas étonnant, car on sait que le *M.E.B.* permet dans la plupart des cas de séparer deux espèces voisines et même des taxons dont la validité comme espèces est discutée (Ex. : les divers taxons de *Stellaria media* (GODEAU, 1973b) ou d'*Arenaria serpyllifolia* (GODEAU, 1973a) pour ne parler que des Caryophyllacées). Dans notre matériel, nous pensons qu'on peut aller jusqu'à différencier des taxons infraspécifiques, par ex. les trois variétés *polymorpha*, *arachnoidea* et *anatolica* du *M. anatolica* se distinguent aisément l'une de l'autre par la présence de papilles nettes dans le troisième taxon, de parois simplement bombées dans le premier et d'ébauches de papilles dans le deuxième. De plus, les deux derniers taxons offrent une indentation des cellules de la région médiane nettement différente (Pl. 8, 37, 39). De même, les subsp. *glomerata* et *macedonica* de *M. glomerata* se différencient sans difficulté au *M.E.B.* tant par la forme des tubercules (digitiformes chez le premier, coniques chez le deuxième) que par l'agencement des cellules de la zone médiane (Pl. 8, 38, 41). A cet égard, le taxon récolté par l'un de nous, à Edirne, et étiqueté « *versus macedonica* », a des caractères intermédiaires (Pl. 8, 40). Il convient toutefois de ne pas attribuer dans les comparaisons une importance exagérée à la longueur maximale des papilles de la testa, car celle-ci pourrait avoir pour cause des influences écologiques, ou bien dépendre d'un génotype particulier à l'intérieur d'une espèce. Nous en donnerons pour preuve le cas du *M. funkii*. Dans ses populations marocaines, cette espèce a des graines apparemment lisses. Au *M.E.B.*, on n'observe dans la région

1. Il s'agit en particulier de la dimension moyenne des papilles ou tubercules, de celles des cellules de la zone médiane, des cellules du « bec » comparées à celles de la « queue », du nombre de rangées cellulaires de la queue, etc. (Pl. 2, 7 ; 4, 17, 18).



Pl. 6. — Papilles dorsales de graines de *Minuartia* (M.E.B. ; $\times 800$) : 27, *M. fasciculata* ; 28, *M. globulosa* ; 29, *M. leucocephala* ; 30, *M. montana* ; 31, *M. intermedia*.

dorsale que des courtes papilles hémisphériques. Or, il y a trois ans, l'un des auteurs (C. F.) a récolté à la Sierra de Cazorla (Espagne) des plantes de *M. funkii* dont les graines étaient échinulées, comme elles le sont en général dans l'espèce voisine : *M. fasciculata*. Les Fig. 3-5 (Pl. 2) montrent qu'au M.E.B. cette dernière population se distingue assez difficilement de *M. fasciculata*, et diffère à première vue beaucoup du *M. funkii* marocain.

Bien qu'il soit utile, d'un point de vue pratique, de pouvoir, grâce au M.E.B., distinguer les unes des autres les espèces et parfois même des sous-espèces ou variétés de *Minuartia*, ce n'était pas là le but de notre travail qui consistait avant tout en une recherche des affinités entre taxons de la section *Minuartia*. Sous ce rapport, le M.E.B. nous a permis d'obtenir une série d'informations très intéressantes.

2. Malgré une assez grande diversité dans les infrastructures (trois types de cellules épidermiques, cinq types de papilles), il y a tout de même une certaine unité dans la section. Celle-ci ressortira mieux, probablement, lorsque nous pourrons étendre la comparaison à d'autres sections. Nous en donnerons les preuves suivantes : a) toutes les espèces de la section que nous avons examinées ont des parois tangentielles de la testa bombées vers l'extérieur et presque toujours développées en papille plus ou moins longue ; b) les types de papilles que nous avons nommés *type fasciculata* et *type sclerantha* apparaissent au premier abord très tranchés, mais nous avons fait observer que dans le premier, on observe à la partie supérieure (ou distale) des papilles, de fins granules disposés en lignes verticales. Or ces lignes verticales correspondent probablement aux stries qui caractérisent le *type sclerantha*.

3. Le M.E.B. confirme l'isolement relatif de la série monotypique *Leucocephalæ*. En effet, la graine du *M. leucocephala* a des caractères tout à fait particuliers : absence de différenciation d'une zone médiane et petitesse des cellules épidermiques, entre autres. Ses affinités à l'intérieur de la section vont du côté de la ser. *Minuartia* (cellules épidermiques du *type sclerantha*, papilles du *type sclerantha*, papilles couchées au centre de la région dorsale, etc.). MATTFELD (1922) pensait que *M. leucocephala* représentait une espèce orophile et vivace, issue des *Montanæ*. Nos observations nous conduisent à une hypothèse différente. Comme les *M. hamata*, *M. sclerantha* et *M. hispanica* sont trop spécialisés pour avoir produit le *M. leucocephala*, nous pensons au contraire que *M. leucocephala* représente la souche vivace d'où est issue la série *Minuartia*. Le nombre chromosomique $n = 15$, commun aux deux séries (*Leucocephalæ* et *Minuartia*), n'infirme pas cette manière de voir. C'est pourquoi nous proposons de transférer la ser. *Leucocephalæ* de la subsect. *Xeralsine* où l'a placée McNeil (1962) dans la subsect. *Minuartia*.

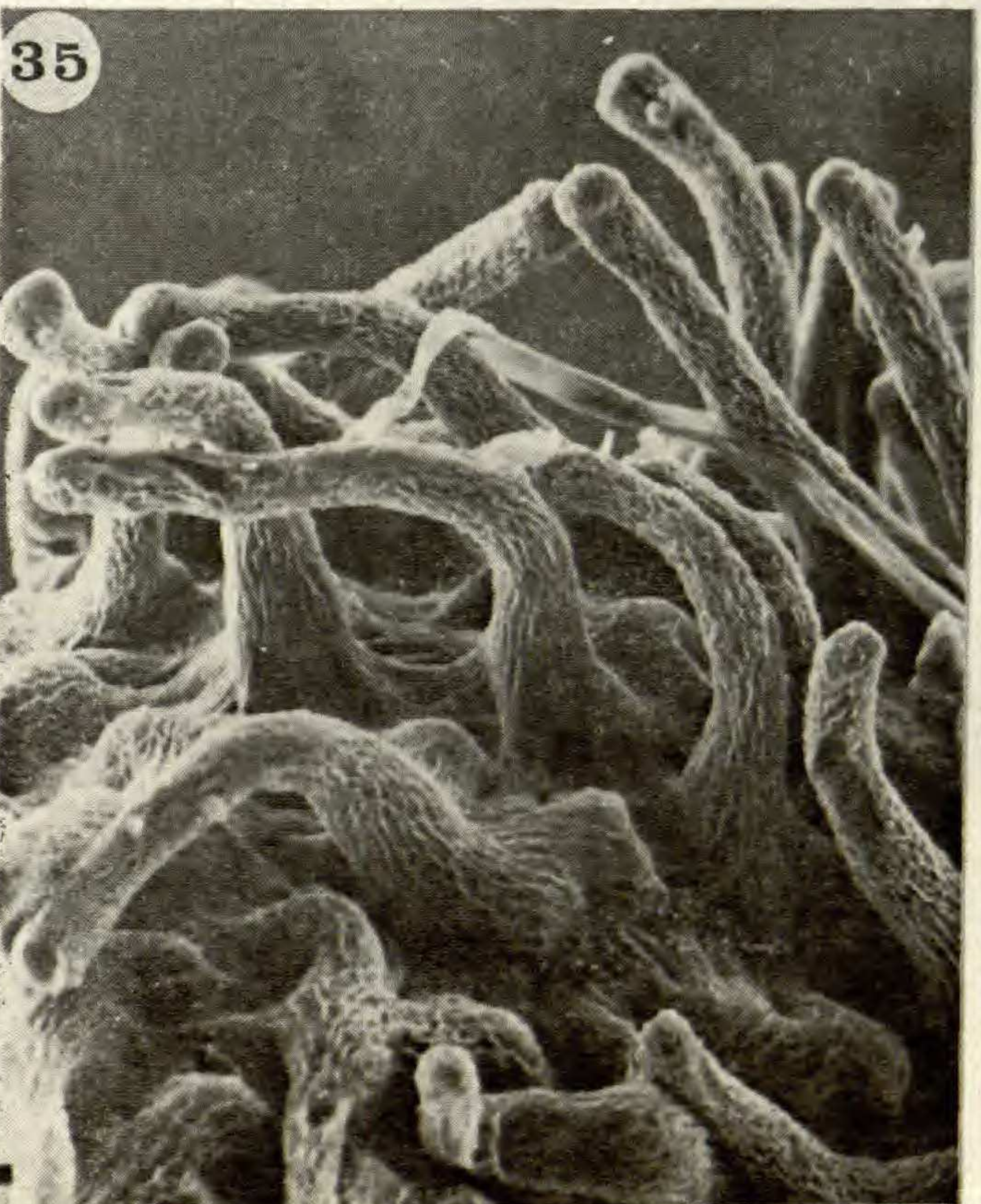
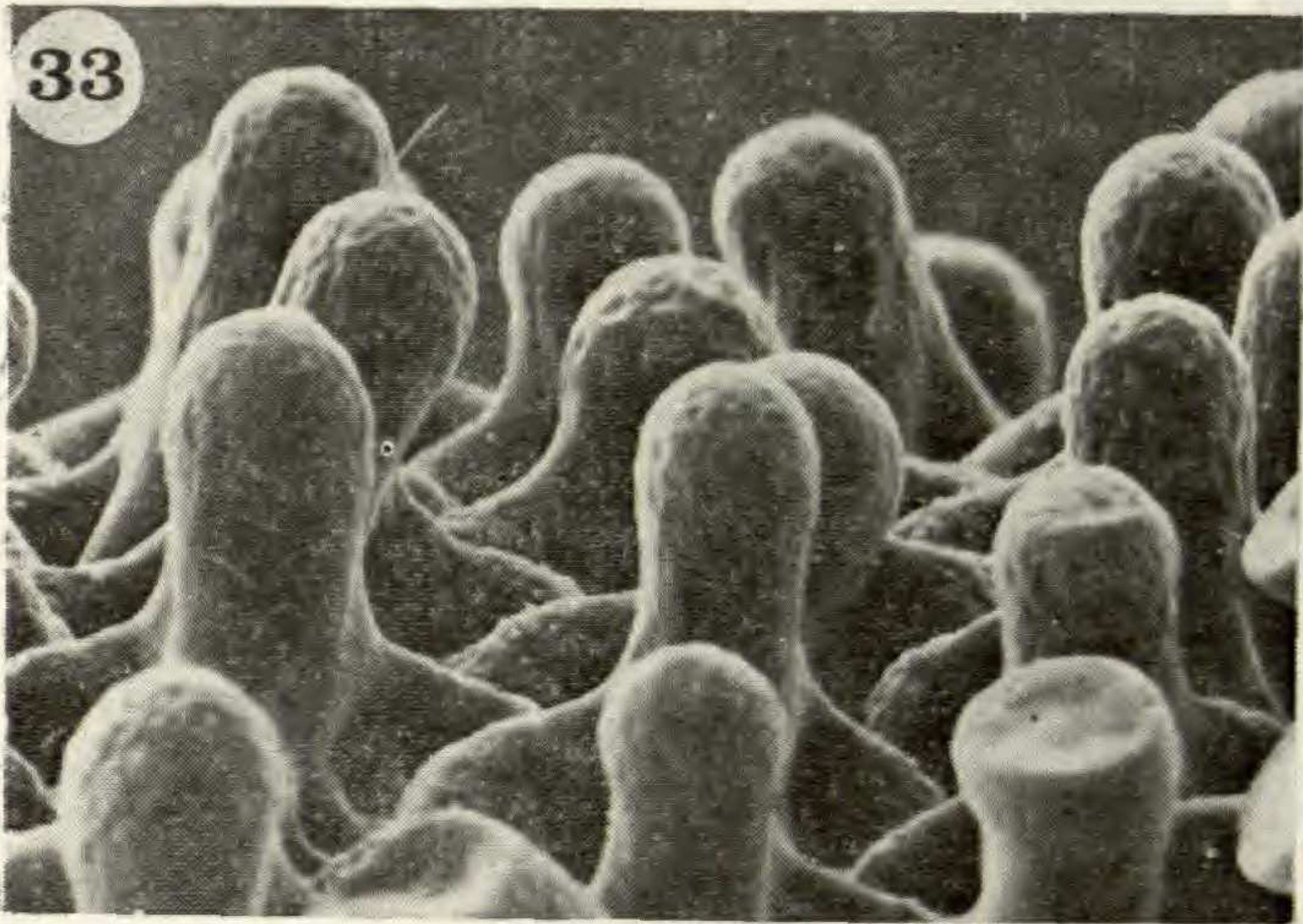
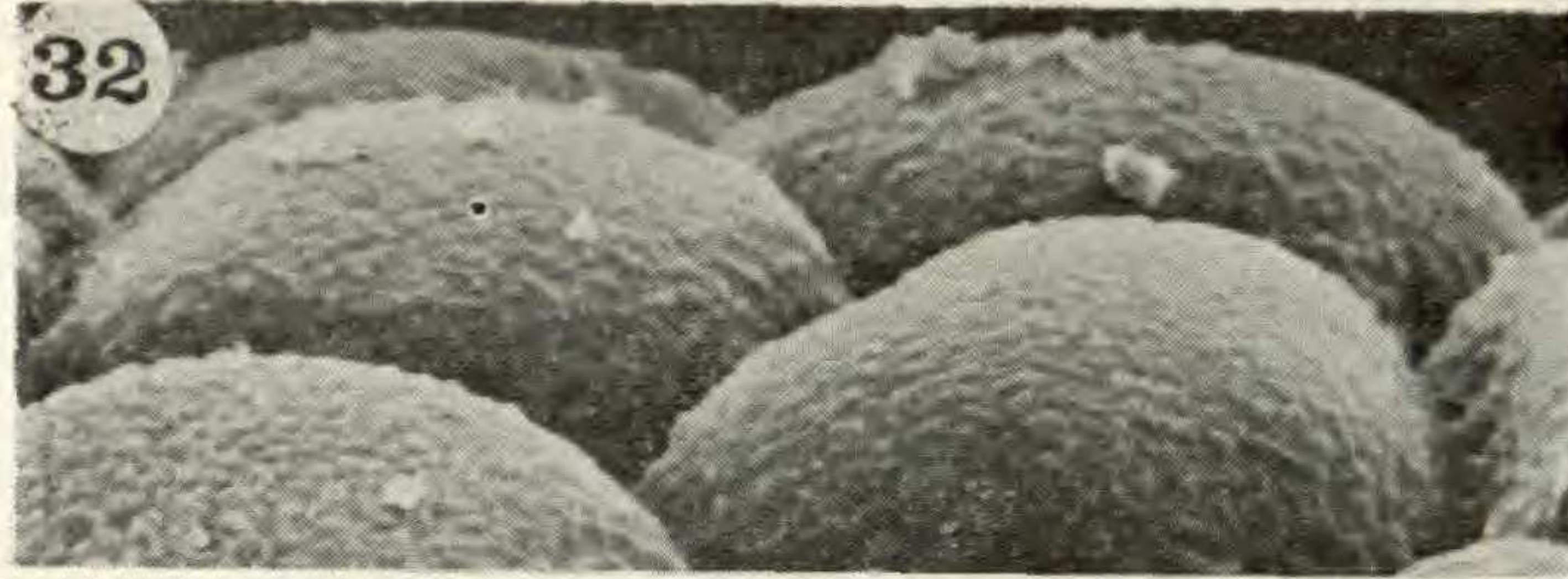
La définition des 2 sous-sections se trouve amendée de la manière suivante :

Subsect. **Minuartia** (description inspirée de la clé de MATTFELD, 1922, p. 53, 54)

Sepala trinervia (*exteriora interdum quinquenervia*), *concoloria*, *viridia* aut $\pm$ *anguste albo-marginata*. *Plantæ annuæ rarius perennes*.

Subsect. **Xeralsine**

Sepala uninervia vel *subuninervia*, *marginē late scarioso-albo-coriacea stria media viridi, nervo albo bipartita, picta, rarius etiam nervis 2 lateralibus tenuissimis, subinconspicuis percursa*. *Plantæ annuæ, aut biennes aut perennes*.



Pl. 7. — Papilles dorsales de graines de *Minuartia* (M.E.B. ; $\times 800$) : 32, *M. corymbulosa* var. *corymbulosa* ; 33, *M. decipiens* subsp. *decipiens* ; 34, 36, *M. hamata* ; 35, *M. sclerantha*.

Le système de McNEILL (Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 24 (2) : 148-149, 1962) est donc modifié comme suit :

Minuartia sect. *Minuartia*

Subsect. *Minuartia* sensu ÇELEBIOĞLU, FAVARGER & HUYNH

Ser. *Minuartia*

Ser. *Montanæ* Mattf.

Ser. *Leucocephalæ* Mattf.

Subsect. *Xeralsine* (Fourr.) McNeill sensu ÇELEBIOĞLU, FAVARGER & HUYNH

Ser. *Xeralsine*

Ser. *Setaceæ* Mattf.

Ser. *Campestres* Mattf.

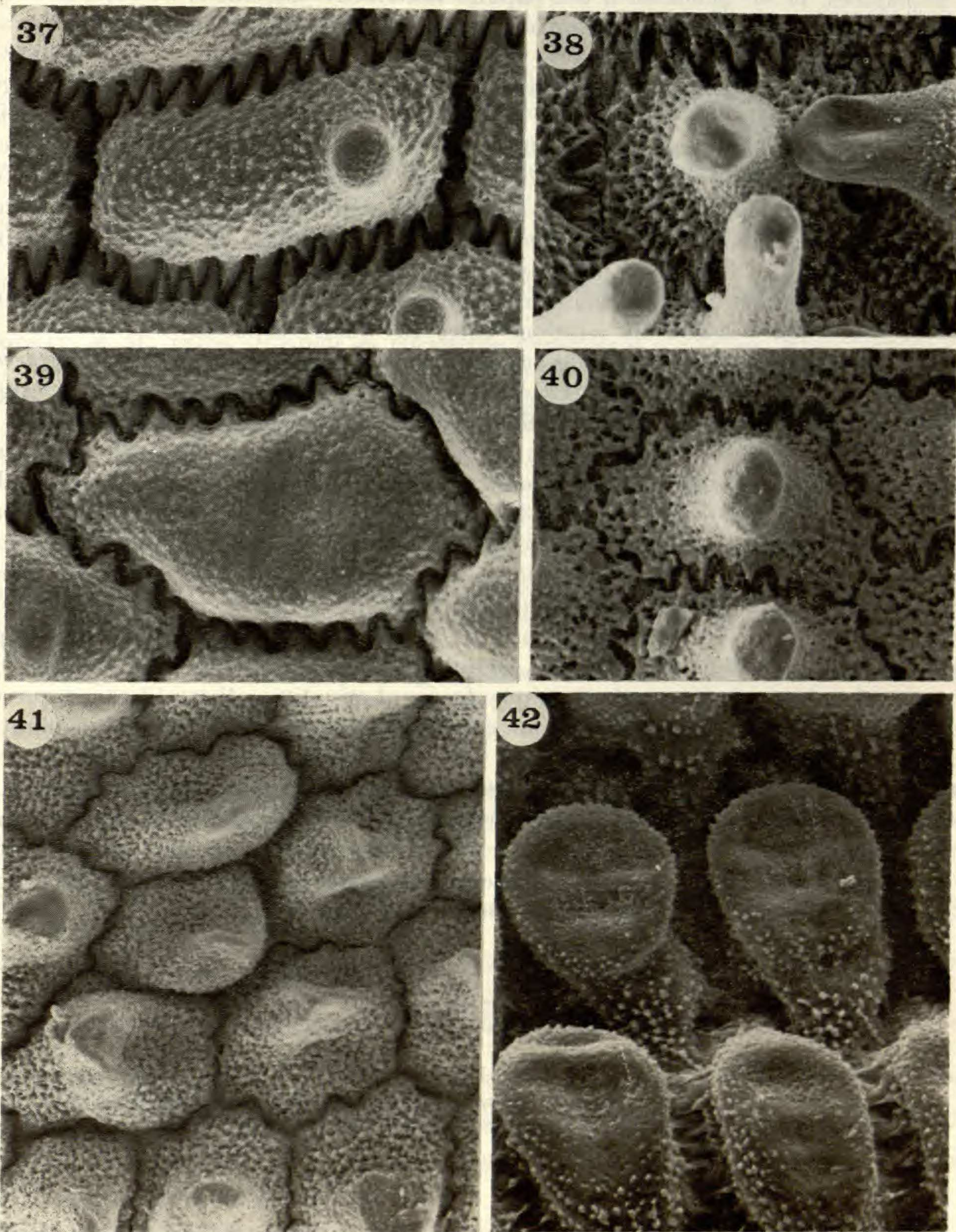
4. Le transfert de la ser. *Leucocephalæ* une fois opéré, on s'aperçoit que la subsect. *Xeralsine* (sensu ÇELEBIOĞLU, FAVARGER & HUYNH) devient beaucoup plus homogène en ce qui concerne les infrastructures. En effet, on n'y rencontre plus que le *type fasciculata* pour l'ornementation des cellules épidermiques et le *type fasciculata* pour les émergences épidermiques.

En revanche, la subsect. *Minuartia*, tel que nous la concevons, offre une très grande variabilité d'infrastructures du tégument séminal, les trois types d'ornementation des cellules et les cinq types de papilles y étant représentés. Or, cette opposition correspond probablement à une différence d'ancienneté. Pour MATTFELD (1922), les « greges » *Montanæ*, *Hispanicæ*, *Leucocephalæ* et *Campestres*¹ représentent un *groupe conservateur*, alors que les « greges » *Fasciculatæ* et *Setaceæ* ont un caractère *progressif* accentué. Or c'est dans les groupes primitifs que l'on rencontre en général une grande polyvalence des structures, alors que les groupes « avancés » offrent une organisation beaucoup plus figée. Nos observations au M.E.B. donnent raison à MATTFELD (*l.c.*, p. 108). A partir d'ancêtres communs à $n = 15$ que nous verrions volontiers parmi les *Plurinerviæ* (ÇELEBIOĞLU & FAVARGER, 1982), il se serait formé, à des moments différents, deux lignées divergentes, l'une ancienne qui aurait gardé un certain nombre de caractères primitifs et groupant les séries *Montanæ* et *Leucocephalæ*, l'autre plus récente et figée dans ses structures et comprenant les séries *Setaceæ* et *Xeralsine*. Quant à la série *Minuartia*, elle allie certains caractères d'ancienneté (telle la distribution géographique) à des caractères très spécialisés (tendance à la formation d'une seule graine, diaspores formées par toute l'inflorescence fructifère, etc.).

5. Enfin, nous nous sommes demandé dans quelle mesure l'infrastructure de la testa apporterait des arguments en faveur de l'idée défendue par deux des auteurs (ÇELEBIOĞLU & FAVARGER, 1982), à savoir que dans la sect. *Minuartia*, les espèces à $n = 14$ ou $n = 13$ dériveraient par dysploïdie d'espèces à $n = 15$.

Dans la ser. *Montanæ*, les *M. globulosa* ($n = 15$), *M. montana* ($n = 14$) et *M. intermedia* ($n = 13$) appartiennent à un même type d'ornementation des cellules de la zone médiane et semblent apparentés. En revanche, si les deux derniers taxons ont le même

1. La position systématique de la ser. *Campestres* (une seule espèce : *M. campestris*) devra être réexaminée. Sur la base des critères actuels, nous ne pouvons dire s'il convient ou non de transférer ce taxon dans la subsect. *Minuartia*.



Pl. 8. — Cellules épidermiques de faces dorsales de graines de *Minuartia* (M.E.B. ; $\times 800$) : 37, *M. anatolica* var. *anatolica*; 38, *M. glomerata* subsp. *glomerata* ; 39, *M. anatolica* var. *arachnoidea* ; 40, *M. glomerata* subsp. *glomerata* «versus *macedonica*» ; 41, *M. glomerata* subsp. *macedonica* ; 42, *M. globulosa*.

type de papilles, le *M. globulosa* a des papilles nettement différentes. Si donc le *M.E.B.* appuie l'existence de liens génétiques entre *M. montana* et *M. intermedia*, l'ancêtre à $n = 15$ n'est pas *M. globulosa* !

Quant au *M. decipiens* subsp. *decipiens*, malgré sa ressemblance morphologique générale avec *M. intermedia*, il s'en distingue à la fois par l'ornementation des cellules épidermiques et par le type de ses papilles. Ses affinités — en ce qui concerne la testa des graines — sont à rechercher du côté de la série *Minuartia*. A propos du *M. intermedia*, McNEILL (1963) avait supposé que ce taxon pouvait être un amphidiploïde entre *M. montana* et *M. decipiens*. Cette hypothèse est infirmée tant par les comptages de chromosomes (ÇELEBIOĞLU & FAVARGER, 1982) que par nos observations au *M.E.B.*

Une étude détaillée utilisant d'autres techniques (chimiotaxonomiques par exemple) sera nécessaire pour éclaircir les relations entre ces quatre espèces.

La série *Setaceæ* comprend des taxons assez nombreux à $n = 15$, dont *M. setacea*, et deux espèces : *M. mutabilis* et *M. tenuissima* à $n = 14$. Bien qu'entre ces trois espèces, le *M.E.B.* mette en évidence quelques différences (par ex. les cellules du bec en forme d'Y chez *M. setacea*, les papilles courtes chez *M. tenuissima* et longues chez *M. mutabilis*), il n'est pas possible de savoir dans quel sens est allée l'évolution. D'ailleurs, le problème est rendu compliqué par la présence de deux taxons à $n = 15$ très proches de *M. mutabilis* : *M. trichocalycina* et *burnatii* que le *M.E.B.* ne permet pas de distinguer clairement de *M. mutabilis*. Enfin, dans la ser. *Xeralsine*, *M. glomerata* ($n = 14$) se distingue par son nombre chromosomique des *M. fasciculata* et *M. funkii* ($n = 15$). *M. glomerata* a des graines plus grandes que les deux autres espèces¹ ; de plus, la région dorsale y est plus large et porte 7-8 rangées de cellules à tubercules, ce qui le rapproche un peu de *M. setacea*. On ne peut tirer aucune conclusion phylogénétique de ces observations. Il semble donc que dans les problèmes particuliers que nous avons évoqués ci-dessus, on ait dépassé la limite de sensibilité de la méthode, et cela d'autant plus que les caractères micromorphologiques de la testa sont très semblables dans les ser. *Setaceæ* et *Xeralsine*, dont McNEILL (1963) se demande s'il n'y aurait pas lieu de les réunir. Nous avons examiné ce problème dans un travail récent (ÇELEBIOĞLU & FAVARGER, 1982). Il semble donc bien que l'évolution caryologique du moins à l'échelle de l'espèce se soit passée indépendamment de celle qui peut entraîner des modifications dans l'ornementation de la testa.

BIBLIOGRAPHIE

- BRISSON, J. D. & PETERSON, R. L., 1976. — A critical review of the use of scanning electron microscopy in the study of the seed coat. Scanning Electron Microscopy VII Part VII. *Proceed Workshop Pl. Sci. Applic. of SEM.*, Chicago : 477-495.
- ÇELEBIOĞLU, T. & FAVARGER, C., 1982. — Contribution à la cytotaxonomie du genre *Minuartia* L. (Caryophyllacées) en Turquie et dans quelques régions voisines. *Rev. Biol.-Écol. médit.* 9 : 139-160.
- CROW, G. E., 1979. — The systematic significance of seed morphology in *Sagina* (Caryophyllacées) under scanning electron microscopy. *Brittonia* 31 : 52-63.

1. Dimensions (en mm) des graines chez *M. glomerata* subsp. *glomerata* : $0,7-0,9 \times 0,5-0,56$ et $0,96-1,18 \times 0,68-0,8$; *M. fasciculata* : $0,6-0,7 \times 0,48-0,5$; *M. funkii* (Maroc) : $0,57-0,7 \times 0,48-0,57$.

- ECHLIN, P., 1967. — The use of the scanning reflection electron microscope in the study of plant and microbial material. *Journ. Royal. Microscop. Society* 88 (3) : 407-418.
- FAVARGER, C., 1962a. — Contribution à l'étude cytologique des genres *Minuartia* et *Arenaria*. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.*, ser. 3, 85 : 53-81.
- FAVARGER, C., 1962b. — L'évolution parallèle du caryotype. *Rev. Cyt. et Biol. végét.* 25 : 277-286.
- FAVARGER, C., 1967. — Nombres chromosomiques de quelques taxa principalement balkaniques du genre *Minuartia* (L.) Hiern. *Bot. Jahrb.* 86 : 280-292.
- FAVARGER, C., 1973. — Recherches cytologiques sur quelques phanérogames de la Flore valaisanne. *Bull. Murith. Soc. Valais. Sci. Nat.* 90 : 3-18.
- GESLOT, A., 1980. — Le tégument séminal de quelques Campanulacées : Étude au microscope électronique à balayage. *Adansonia*, ser. 2, 19 (3) : 307-318.
- GODEAU, M. M., 1973a. — Étude au microscope électronique à balayage des téguments séminaux des *Arenaria* armoricains du groupe *serpyllifolia* L. *C. R. Acad. Sci. Paris* 276 D : 537-540.
- GODEAU, M. M., 1973b. — *Stellaria media* (L.) Vill., *S. neglecta* Weihe, *S. pallida* (Dum.) Piré : observation des téguments séminaux au microscope électronique à balayage. *C. R. Acad. Sci. Paris* 277 D : 2381-2384.
- HEYWOOD, V. M., 1971. — The characteristics of the Scanning Electron Microscope and their importance in biological studies. *Scanning Electron microscopy. Systematic and Evolutionary Applications. The systematics Association Special Vol. 4* : 1-160, Academic Press, Londres.
- LECOMPTE-BARBET, O., 1981. — Étude de l'ornementation du tégument externe des graines d'*Ononis* L. au microscope électronique à balayage. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., section B, *Adansonia* 3 (1) : 19-36.
- MATTFELD, J., 1922. — Geographisch-genetische Untersuchungen über die Gattung *Minuartia* (L.) Hiern. *Repert. Spec. Nov. regni veget. Beith.* 15 : 1-228.
- MCNEILL, J., 1962. — Taxonomic studies in the Alsinoideæ : I. Generic and infrageneric groups. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 24 (2) : 79-155.
- MCNEILL, J., 1963. — Taxonomic studies in the Alsinoideæ : II. A revision of the species in the Orient. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 24 (3) : 241-426.
- MORTON, J. K., 1972. — On the occurrence of *Stellaria pallida* in North America. *Bull. Torrey Bot. Club* 99 (2) : 95-103.
- MURLEY, M. R., 1951. — Seeds of the Cruciferae of Northeastern North America. *The American. Midl. Natur.* 46 (1) : 1-79.
- SKVORTSOV, A. K. & RUSANOVITCH, I. I., 1974. — Scanning Electron Microscopy of the Seed-coat surface in *Epilobium* species. *Bot. Notiser* 127 : 392-401.
- STANT, M. Y., 1973. — The role of the scanning electron microscope in plant anatomy. *Kew Bull.* (28 1) : 105-115.
- STEARNS, W. T., 1973. — *Botanical Latin*. 2^e édit., David and Charles Newton Abbot : 1-566.
- STORK, A. L., 1972. — Studies in the Aegean flora. XX. Biosystematics of the *Malcolmia maritima* complex. *Opera Bot.* 33 : 1-177.
- STORK, A. L., SNOGERUP, S. & WÜEST, J., 1980. — Seed characters in *Brassica* section *Brassica* and some related groups. *Candollea* 35 : 421-450.
- STORK, A. L. & WÜEST, J., 1978. — SEM studies of seed-coats in *Malcolmia* (Cruciferae). *Arch. Sc. Genève* 31 (3) : 229-237.
- STORK, A. L. & WÜEST, J., 1980. — *Morettia* DC. (Cruciferae) : A morphological and taxonomical study. *Bol. Soc. Brot.*, 2^e sér., 53 : 241-273.